937

Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde
aus dem Staatlichen Museum für Naturkunde in Stuttgart

Stuttgart 31. Dezember 1969 Nr. 212

Asymmetrische Reaktionsformen von Rhynchonelliden (Brachiopoda) aus dem Oberen Jura Württembergs

Von Manfred Warth, Ludwigsburg

Mit 3 Abbildungen

Rhynchonelliden und die Mehrzahl der übrigen Brachiopodengruppen zeigen normalerweise eine ausgeprägte Bilateral-Symmetrie in Bezug auf die Sagittalebene des Gehäuses. Eine Ausnahme bilden unter anderem die zahlreichen asymmetrischen Formen aus der Riffazies des Weißen Juras (Malm).

Bei der Draufsicht auf die Stielklappe einer normal gewachsenen Rhynchonellide ist eine deutliche Dreiteilung sichtbar: Median ein abwärtsgebogener Mittellappen (= Sinus) und links und rechts davon je ein gleichgroßer sattelförmiger Seitenlappen (Abb. 1.1 und 1.3). Abnorme Formen aus dem Weißen Jura offenbaren eine mehr oder weniger stark ausgeprägte Atrophie des rechten oder linken Seitenlappens. Diese einseitige Atrophie erzeugt das Bild einer bilateralen Asymmetrie (Abb. 1.2 und 1.4).

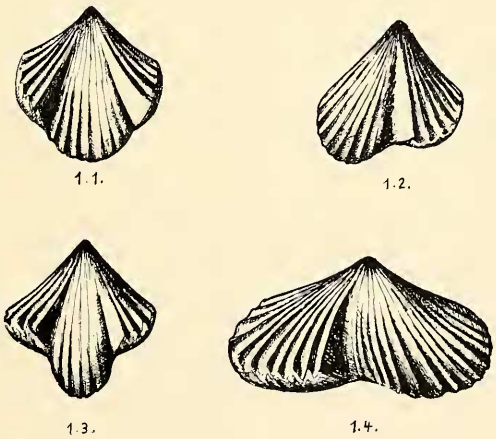

Abb. 1: 1.1. *Lacunosella* cf. *arolica* (Oppel), normal bilateralsymmetrisch. 1.2. *L.* cf. *arolica*, asymmetrische Modifikation mit linksseitiger Total-Atrophie. 1.3. *Lacunosella trilobata* (Zieten), normal. 1.4 *L.* cf. *trilobata*, asymmetrische Modifikation mit rechtsseitiger Total-Atrophie. Alle Formen sind mit der Stielklappe gegen den Beschauer orientiert.

Die Gliederung des Brachiopodengehäuses in Sättel und Sinus hat funktionelle Bedeutung. Es wird dadurch eine bessere Trennung des Ingestions- und Egestionsstromes bewirkt. Die Egestionsöffnung fast aller rezenter Brachiopoden liegt am

SMITHSONIAN
JAN 5 1971

Stirnrand des medianen Sektors, und die Stirnränder der beiden seitlichen Sektoren (Sättel) bilden die Ingestionsöffnungen. Wir dürfen annehmen, daß die Verteilung der Ingestions- und Egestionsbereiche fossiler Rhynchonelliden ebenfalls diesem Bild entspricht. (Ein gegenteiliges Arrangement wäre, wie weiter unten erörtert werden soll, bei der hier behandelten Gruppe von Rhynchonelliden unwahrscheinlich). Als Lebendstellung fossiler Rhynchonelliden dürfen wir eine Anheftung des Gehäuses „Stielloch gegen Substrat" als ziemlich sicher betrachten.

Asymmetrischer Wuchs in der hier beobachteten Weise ist unter Populationen verschiedener Rhynchonellidenarten aus der Riffazies des Weißen Juras zu erkennen an *Lacunosella trilobata* (Zieten), an *Lacunosella arolica* (Oppel), an *Lacunosella astieriana* (Orbigny) und an einigen anderen, noch nicht zeitgemäß bestimmten Arten. Wie Quenstedt 1871 bereits festgestellt hat, ist die Asymmetrie bei diesen Formen nicht einheitlich. Linksseitige Verkümmerung eines Sattels kommt mindestens ebensooft vor wie die rechtsseitige. Oft ist die Atrophie eines Sattels so vollkommen, daß wir das Bild einer bilobaten Rhynchonellide vor uns haben. Die Regellosigkeit der Asymmetrie bekräftigt den Verdacht, daß diese kein Artmerkmal sondern eher eine Reaktionserscheinung ist. (Vgl. Quenstedt 1871, S. 136). Die asymmetrischen Formen aus dem unteren Weißjura zeigen eine deutliche morphologische Ähnlichkeit mit *Lacunosella arolica*, wenn man den fehlenden Sattel ergänzt. Und viele asymmetrische Individuen aus dem oberen Weißjura können sehr gut als einseitig koupierte *Lacunosella trilobata* angesehen werden.

Der Lebensbereich von *Lacunosella arolica* und *L. trilobata* und deren asymmetrische Modifikationen ist durch die Fazies ihres Vorkommens genügend erklärt. Es handelt sich bei diesen Arten um Riffbewohner. Riffe sind im allgemeinen dicht besiedelt und in eine Vielfalt von ökologischen Nischen gegliedert. Je enger der Lebensraum, um so geringer die Möglichkeit, daß jeder Siedler einen optimalen Lebensbereich vorfindet. Ein großer Teil der Lebewelt muß sich in weniger lebensgünstigen Nischen ansiedeln und die Unbilden des Milieus durch besondere Anpassungsleistungen zu meistern versuchen. Als Anpassungsleistung oder als Reaktion auf besondere Umwelteinflüsse ist auch die Asymmetrie verschiedener riffbewohnender Rhynchonellen zu werten.

Unterdrückt eine Rhynchonellide einen ihrer beiden sattelförmigen Seitenlappen, in deren Randbereich der Ingestionsfluß vermutet wird, so ist dies ein Zeichen dafür, daß einer der beiden Sättel nutzlos oder gar hinderlich geworden ist. Der linke Sattel einer *Lacunosella trilobata* kann z. B. nutzlos werden, wenn von dieser Seite niemals Nahrungsstoffe zugeführt werden. Der linke Sattel müßte in diesem Fall sozusagen „im toten Winkel" einer nahrungsführenden Strömung liegen. Bei sehr dichter Besiedlung, die wir in Riffen annehmen müssen, wird eine selbsttätige Drehung des Brachiopoden zum Nahrungsstrom hin oft durch eng benachbarte Siedler unmöglich gemacht. Auch die Möglichkeit, durch Eigenbewegung des Wimperapparates Nahrung g e g e n die Strömung einzustrudeln, dürfte auszuschließen sein.

Die Hypothese vom „toten Winkel" ist notwendig an die Voraussetzungen einer stets gleichgerichteten Strömung und eines Strömungshindernisses (etwa ein Schwammstock) geknüpft. Beide Voraussetzungen sind in Riffen gegeben.

Eines von mehreren möglichen Modellen soll hier vorgelegt werden. Als Strömungshindernis wird ein säulenförmiges Substrat angenommen, an dessen Rändern sich Rhynchonellen angesiedelt haben. Es ist einleuchtend, daß sich im Strömungs-

schatten, den das säulenförmige Substrat verursacht, kaum Lebensmöglichkeiten für sessile Strudler bieten, es sei denn, die Sogwirkung ihres Strudelapparates ist stärker als die Strömung des Wassers. Rhynchonellen, welche von der Strömung nur tangential getroffen werden, erhalten nur von links oder von rechts Nahrungsstoffe zugeführt (Abb. 2). Eine einseitige Verkümmerung ist die Folge dieser Position. Die günstigsten Lebensbedingungen sind im Antipodenbereich des Strömungsschattens gegeben. Hier gedeihen die normalen symmetrischen Rhynchonelliden.

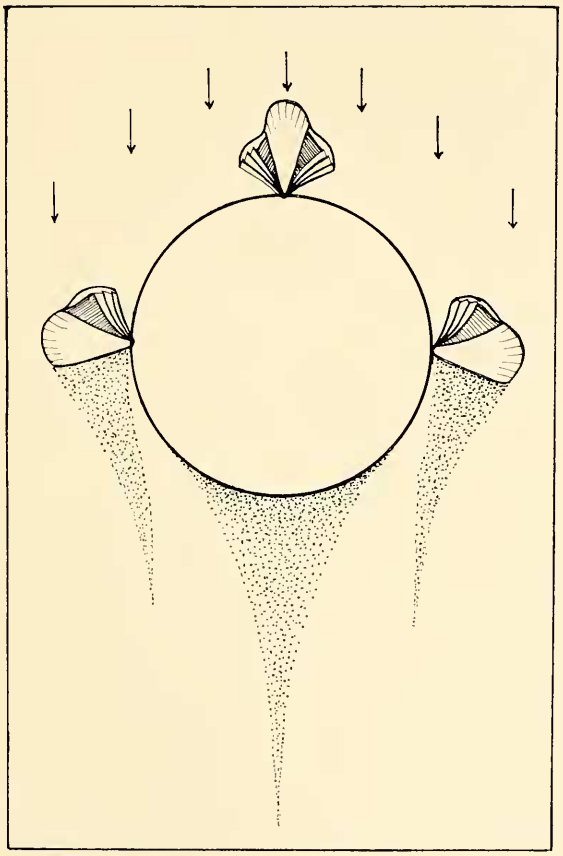

Abb. 2: Besiedlung eines säulenförmigen Substrats (Kreis) durch Rhynchonelliden. Die Strömungsrichtung des nahrungsführenden Wassers ist durch Pfeile symbolisiert, nährstoffarmer Strömungsschatten punktiert.

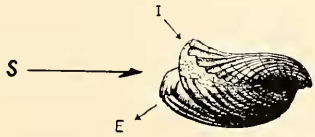

Abb. 3: Seitenansicht einer *Lacunosella arolica* (Oppel) in Lebendstellung (Stielklappe oben). E Egestionsbereich, I Ingestionsbereich, S Richtung des Nahrungsstroms.

Die asymmetrischen Rhynchonelliden liefern den Schlüssel für ein weiteres Problem. Zu Anfang wurden als hypothetische Ingestionsbereiche die Randzonen der sattelförmigen Seitenlappen und als Egestionsbereich die Randzone des median gelegenen Sinus vermutet. Es gibt Brachiopodengruppen, wo diese Bereiche funktionell umgekehrt sind. Würde z. B. bei *Lacunosella arolica* oder bei *L. trilobata* der Ingestionsbereich am Frontalrand des Sinus liegen, wäre für diese Arten niemals die Notwendigkeit gegeben, sowohl linksseitig als auch rechtsseitig atrophierte Varianten hervorzubringen. Es können wohl kaum umweltliche Gegebenheiten konstruiert werden, wo die Unterdrückung einer von zwei Egestions-Spalten nötig würde.

Zusammenfassung: Die asymmetrischen Rhynchonelliden-Formen aus dem obern Weißjura der Schwäbischen Alb, welche unter den irreführenden Bezeichnungen „*Rhynchonella lacunosa*" und „*Rhynchonella inconstans*" bekannt sind, werden als Varianten von bilateral-symmetrischen Rhynchonelliden-Arten angesehen. Die Asymmetrie dieser Varianten wird als eine Reaktion des Lebewesens auf besondere Umweltverhältnisse aufgefaßt. Als modifizierender Faktor wird eine unverändert gerichtete nahrungsführende Strömung angenommen, welche um weniges stärker ist als der Ingestionssog einer Rhynchonellide. Im Strömungsschatten angesiedelte Lebewesen werden so benachteiligt, daß diese rasch absterben. Brachiopoden, welche nur einseitig von der nahrungsführenden Strömung getroffen werden, reagieren mit einer Atrophie der benachteiligten Körperseite.

Aus den asymmetrischen Formen kann weiterhin der Bereich der Egestion und Ingestion der besprochenen Rhynchonelliden lokalisiert werden. Als Ingestionsspalten kommen nur die Frontalränder der sattelförmigen Seitenlappen in Frage.

Literatur

AGER, D. V. (1965): Mesozoic and cenozoic Rhynchonellacea. — Treatise on Invertebrate Paleontology, part H, Brachiopoda 2. Kansas USA.

QUENSTEDT, Fr. A. (1871): Petrefaktenkunde Deutschlands, **2**, Brachiopoden, Leipzig (bei Fues).

ROLLIER, L. (1917): Synopsis des Spirobranches (Brachiopodes) jurassiques celto-souabes. — Mém. Soc. Paléont. Suisse, **42**, Genf.

SCHMIDT, Herta (1937): Zur Morphogenie der Rhynchonelliden. — Senckenbergiana, **19**, S. 22—60, Frankfurt a. M.

SCHUMANN, Dietrich (1967): Die Lebensweise von *Mucrospirifer* Grabau, 1931 (Brachiopoda). — Palaeogeogr., Palaeoclimat., Palaeoecol. **3**, S. 381—392, Amsterdam.

— (1968): Die Armfüßler, eine Tiergruppe mit großer Vergangenheit. — Umschau in Wissenschaft und Technik, 68. Jg. Nr. 11, S. 341—342, Frankfurt a. M.

WERNER, F. (1915): Asymmetrie im Tierreich. — Naturwiss. Wochenschr. N.F. **14**, S. 785—791, Jena.

Anschrift des Verfassers:
Dr. M. Warth, Staatliches Museum für Naturkunde in Stuttgart, 7 Stuttgart, Schloß Rosenstein.